Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	25	61–79	München, 31. 12. 1985

Fossile Säugetiere aus dem Obereozän und Unteroligozän Bulgariens und ihre Bedeutung für die Palaeogeographie

Von Ivan Nikolov † & Kurt Heissig*)

Mit 2 Tafeln

Kurzfassung

Die Säugetierfauna im Obereozän und Unteroligozän Bulgariens umfaßt die Arten: *Sivatitanops? rumelicus* (Toula), *Plagiolophus* cf. *minor* (Cuvier), *Cadurcodon ardynense* (Osborn), *Prohyracodon* aff. *meridionale* Chow & Xu, *Indricotherium transouralicum* Pavlova, *Bakalovia palaeopontica* (Nikolov), *Elomeryx asticus* Nikolov und *Paraentelodon* sp.. Während *Plagiolophus* der einzige Beleg für eine Faunenbeziehung nach Westeuropa darstellt, lassen sich alle anderen Arten aus Ost- oder Südasien oder Kasachstan herleiten. Als Herkunftsgebiet für die eozänen Einwanderungen in Westeuropa kommt Südosteuropa nicht in Frage. Vorläufer der mit der ,,Grande Coupure" in Westeuropa einwandernden Formen können lediglich in *Elomeryx asticus* und evtl. *Prohyracodon* gesehen werden. Ein eigenes Entwicklungszentrum bestand in diesem Raum nicht; er empfing als Insel Einwanderer von beiden Seiten.

Abstract

In the Upper Eocene and Lower Oligocene of Bulgaria the mammal fauna consists of the species: *Sivatitanops? rumelicus* (Toula), *Plagiolophus* cf. *minor* (Cuvier), *Cadurcodon ardynense* (Osborn), *Prohyracodon* aff. *meridionale* Chow & Xu, *Indricotherium transouralicum* Pavlova, *Bakalovia palaeopontica* (Nikolov), *Elomeryx asticus* Nikolov and *Paraentelodon* sp.. Whereas *Plagiolophus* is the only faunal element of west European affinity, all the other species are related if not identical with forms from East- or South-Asia or Kazakhstan. Therefore Southeast Europe cannot be the source of the Eocene immigrations to West Europe. Only *Elomeryx asticus* and may be *Prohyracodon* are possible predecessors of later immigrants of the lower Oligocene "Grande Coupure" of western Europe. The Balkan-island recieved immigrants from both sides, but never formed an independent center of evolution.

*) Prof. Dr. K. Heissig, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 8000 München 2; Dr. I. Nikolov †, Bulgarische Akademie der Wissenschaften, Nationales Naturhistorisches Museum, Boulevard Russki 1, Sofia, Bulgarien.

Inhalt

Einleitung

Toula (1892) machte den ersten Säugetierfund aus dem Alttertiär Bulgariens als *Menodus? rumelicus* bekannt. Seit der großen Zusammenfassung der fossilen Säugetierfunde Bulgariens durch Bakalov & Nikolov (1962) sind weitere Funde dazugekommen, die nur zum Teil durch Nikolov (1967) und Nikolov & Veličkov (1969) veröffentlicht wurden. Fast alle diese Funde gehören asiatischen Verwandtschaftskreisen an.

Diese Tatsache wurde bisher in fast allen palaeogeographischen Rekonstruktionen zu wenig berücksichtigt. Der große unteroligozäne Faunenwandel in West- und Mitteleuropa wurde allein durch die Bildung einer neuen Landbrücke im Bereich der Turgai-Senke erklärt. Bedingt durch die damals bekannten Funde aus Bulgarien, Jugoslawien (H. v. Meyer 1854, Petronijević & Thenius 1957), Ungarn (Bökh & Matyakovsky 1876, Koch 1897), Rumänien (Radulesco, Iliescu & Iliescu 1976) und Anatolien (Ozansoy 1964, 1966, Şen & Heintz 1978) wurde diese Vorstellung durch Heissig (1979) in Zweifel gezogen.

Zur näheren Prüfung der damals formulierten Hypothese, ein größerer Teil der Wanderungen festländischer Säugetiere sei im Unteroligozän über Südosteuropa verlaufen, wurde von den Autoren ein Forschungsprogramm durchgeführt, das von der Bulgarischen Akademie der Wissenschaften und der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziert wurde. Dafür sei den genannten Organisationen an dieser Stelle herzlich gedankt. Gedankt sei auch den Ingenieuren der Braunkohlegruben von Bobov Dol, Nikolajevo, Pernik und „Tscherno More", denen die neueren Funde gelangen.

Der Tod meines Kollegen I. Nikolov († 28. 10. 82) bedeutete für die Wirbeltierpaläontologie in Bulgarien und für die vorliegende Arbeit einen schweren Verlust. Institut und Staatssammlung in München, wo er ein gerne gesehener Gast war, werden sein Andenken in Ehren halten.

1. Die auftretenden Arten

Bisher sind aus dem Alttertiär Bulgariens neben Wirbellosen und Reptilien nur Reste von Huftieren bekannt geworden. Die Suche nach Kleinsäugern verlief bisher ergebnislos.

1.1 Perissodactyla

1.1.1 Brontotheriidae

Sivatitanops? rumelicus (TOULA 1892), Taf. 1, Fig. 1–5

v1892 *Menodus* (?) *Rumelicus* nov. spec. – TOULA S. 5, Fig. 1–4
1896 *Leptodon* (?) *(Titanotherium ?) rumelicus* Toula sp. – TOULA S. 922, Abb. 3
1929 *Brontotherium ? rumelicum* (Toula) – OSBORN S. 560, Abb. 193, 463, 464
1962 *Brontotherium rumelicum* Toula – BAKALOV & NIKOLOV S. 30, Taf. 14

Bemerkungen: Neben einem weiteren, noch nicht publizierten unteren Backenzahn von der Typlokalität Kameno (ehemals Kajali) liegen Neufunde vor allem aus der nicht weit davon gelegenen Braunkohlegrube ,,Tscherno More" vor, die allerdings ins Obereozän zu stellen ist (von marinem Obereozän überlagert). Die Gebißreste beider Lokalitäten stimmen jedoch so gut überein, daß sie zur gleichen Art gezählt werden müssen, obwohl Kameno nach der Molluskenfauna als Unteroligozän gilt.

Beschreibung der Neufunde

Obere Prämolaren: Zwei rechte P^4 von Tscherno More stimmen in nahezu allen Details miteinander überein. Die Außenwand ist nicht w-förmig geknickt, denn ein Mesostyl fehlt. Bei beiden Zähnen treffen sich die Anwachsstreifen der Außenhöcker spitzwinklig an einer schräg nach vorn ansteigenden Rinne, die bei einem der Zähne basal auf einen flachen Wulst ausläuft. Davor springt eine markante Paraconus-Rippe stark heraus, die durch eine breite und tiefe Rinne von dem kaum weniger markanten Parastyl getrennt ist. Dahinter ist die Außenwand im Bereich des Metaconus kaum vorgewölbt. Die schwachen Reste des Außencingulums bilden einen basalen Bogen, der in der Mitte verschwindet und sich auf der Hinterkante des Paraconus und auf der Außenkante des Metastyls verstärkt.

Innen ist die Kombination von schwacher Molarisierung und weitgehender Reduktion der Zwischenhöcker bemerkenswert. Der Protoconus nimmt eine fast zentrale Stellung an der Innenwand ein. Der kleine orimentäre Hypoconus nimmt kaum Platz in Anspruch. Er liegt knapp am Hintercingulum, das ihn umgibt und mit dem er bei mäßiger Abkauung verschmilzt, und tritt deutlich von der Innenwand zurück. Zwischenhöcker fehlen, doch lassen sich ihre Rudimente noch in verschiedener Form erkennen. Bei beiden Zähnen sind die Innenwölbungen von Para- und Metaconus rauh. Der Metaconus bildet lingual eine vordere und eine hintere Kante aus, zwischen denen sich Runzeln und Perlen entwickeln. Der Paraconus ist mit mehreren senkrechten Kanten versehen, wobei eine besonders weit in Richtung auf den Protoconus vorspringen und ein kleines Höckerchen ausgliedern kann. Dazu können in der zentralen Längsrinne des Zahnes an verschiedenen Stellen Runzeln in Längsrichtung auftreten, die der Längsleiste der Molaren entsprechen.

Das Cingulum ist auf der Innenseite des Protoconus unterbrochen. Vorne und hinten verstärkt es sich in der lingualen Hälfte des Zahnes zu mehr oder weniger deutlichen Spitzen, deren vordere (Protostyl) nur wenig schwächer ist als der Hypoconus.

Obere Molaren: Zwei Fragmente von Tscherno More entsprechen in den erhaltenen Merkmalen dem von BAKALOV & NIKOLOV (1962) bekannt gemachten Stück von Kameno, stammen aber von etwas größeren Zähnen (M^3?). Sie unterscheiden sich durch flacheres Ansteigen des etwas dickeren Innencingulums am Vorderabhang des Protoconus und ein Fehlen desselben am Hinterabhang.

Unterer Prämolar: Ein dritter oder vierter unterer Prämolar, ebenfalls von Tscherno More, paßt in der Größe etwa zu dem von TOULA beschriebenen Unterkieferfragment von Ka-

meno. Wie der dritte Molar zeigt er im Bereich der Außenfurche noch einen Rest des Außencingulums, der diese aber als geschwungene, ziemlich lange Leiste quert, ohne nennenswert einzuspringen.

Da der Zahn noch ziemlich frisch ist, lassen sich noch einige Details im Bereich der Höcker erkennen. Von beiden labialen Höckern geht lingual eine dicke, kurze Kante aus, die vor allem beim Protoconid deutlich in die Trigonidgrube vorragt. Beim Hypoconid ist sie nur wenig stärker als die zwei starken Runzeln, die zwischen ihr und der Metaconidkante in die Talonidgrube hinablaufen.

Beide Gruben sind lingual eingeengt, die Trigonidgrube durch den dicken, deutlich abgesetzten Endpfeiler des Paralophids, der nach hinten gerückt ist, die Talonidgrube durch die sehr lange, flügelartige Hinterkante des Metaconids, der von hinten keine Kante, sondern nur das etwas nach vorn strebende Endoconid gegenübertritt. Dieses ist erheblich niedriger als das Hypoconulid, das den eigentlichen Endpfeiler des Hypolophids bildet. Die Metaconidvorderkante, die bei den Molaren auftritt, fehlt. Das Cingulum endet jeweils auf der Innenkante von Paraconid (Parastylid?) und Endoconid.

Unterer Molar: Von der Typlokalität stammt ein weiterer Molar, der nur wenig abgekaut ist. Er muß als M_2 (li.) angesprochen werden, da er vor allem im Trigonid kürzer ist als der von Toula als M_2 angesprochene unvollständige M_3, dem das Hypoconulid abgebrochen ist.

Über die ganze labiale Basis des Zahnes läßt sich eine wellenförmige Linie verfolgen (auch bei manchen schon veröffentlichten Zähnen), die als Andeutung eines reduzierten Cingulums gewertet werden kann. Nur in der Außenfurche finden sich als Rest des Cingulums drei Schmelzperlen. Die Außenfurche steigt, entsprechend der geringeren Breite des Zahnes etwas steiler an als bei den M_3.

Lingual lassen sich die Kanten von Proto- und Hypoconid deutlicher erkennen als bei den M_3. Die Gruben sind lingual in ähnlicher Weise eingeengt wie beim P_4, doch haben auch Endoconid und Metaconid schwache Vorderkanten. Das Hypoconulid ist weit nach lingual gerückt und bildet, ähnlich wie beim M_3 einen direkt vom Endoconid ausgehenden Sporn nach hinten, der aber kurz abgestutzt ist. Das Innencingulum endet wie beim P_4 auf der Innenseite des Paraconids (also weiter hinten als beim M_3), hinten jedoch auf der Innenseite des Hypoconulids.

Beziehungen und Vergleiche

Die bisherige Unsicherheit in der Einstufung der Funde erklärt sich nicht zuletzt durch die Merkmalsarmut der unteren Molaren. Auch die Form der Unterkiefersymphyse erlaubte lediglich Schlüsse auf die Entwicklungshöhe. Der Fund von oberen Backenzähnen kann diese Unsicherheit nicht ganz beseitigen, ermöglicht aber doch genauere Aussagen.

Besonders wichtig ist die Heterochronie der oberen Prämolaren in der Reduktion der Zwischenhöcker bei noch geringer Molarisierung, die *Sivatitanops* entspricht. Dazu kommt die Herausbildung eines sehr kräftigen Protostyls, den Pilgrim (1925, S. 10) bei *Sivatitanops* als einmalig unter den „Titanotherien" beschreibt. Die Kombination eines scharf vorragenden Paraconus mit einem abgeflachten Metaconus ist noch deutlicher als bei *Sivatitanops,* doch kommt diese Form der Außenwand auch bei anderen Brontotheriiden vor.

Unter den Formen der Mongolei kommt die Gattung *Rhinotitan* Granger & Gregory 1943 dem oben beschriebenen Typ am nächsten. Unterschiede sind allerdings in der stärkeren Einsenkung der Paraconusrippe, der schwächeren Ausbildung des Hypoconus, den stärkeren Rauhigkeiten und dem Fehlen eines Protostyls bei *Rhinotitan* zu beobachten. Auch *Sivatitanops* (?) *rugosidens* Pilgrim zeigt so starke Rauhigkeiten und deutet eine mögliche Beziehung zwischen *Sivatitanops* und *Rhinotitan* an.

In der Größe liegen beide P^4 deutlich über den Arten von *Rhinotitan* und etwas über *Sivatitanops birmanicus* (Pilgrim & Cotter). Eine engere Beziehung zu oligozänen Formen dürfte

aufgrund der stark abweichenden Form der Prämolaren, insbesondere des starken Protostyls, das nur bei *Brontotherium* vorkommen kann, ausgeschlossen sein. *Brontotherium* aber hat auch bei den Prämolaren eine w-förmig geknickte Außenwand. Eine flache Außenwand hingegen, kombiniert mit schwacher Molarisierung und einer Unterbrechung des Innencingulums findet sich bei einigen asiatischen Formen des Oligozäns, die von GRANGER & GREGORY in die Nähe von *Rhinotitan* gestellt werden.

Weniger charakteristisch als die oberen Prämolaren verhalten sich die oberen Molaren. Der einzige vollständige ist gegenüber *Sivatitanops cotteri* deutlich breiter, was damit zusammenhängt, daß es sich wohl um einen ersten, bei dem Stück aus Burma um einen zweiten Molaren handelt. Die Rippen der Außenwand sind etwas weniger deutlich als bei *S. cotteri,* insbesondere die im Schwinden begriffenen Außenwölbungen von Para- und Metaconus. Mit dieser etwas moderneren Form gleicht die bulgarische Art zwei Arten von *Rhinotitan.* In der Ausbildung des Innencingulums nehmen alle Stücke eine Zwischenstellung ein. Bei *Sivatitanops* fehlt es völlig, während es bei *Rhinotitan* nur geringe Unterbrechungen hat. Auch hier verbindet die starke Ausprägung des Protostyls die Art *rumelicus* mit *Sivatitanops.* Dazu kommt die starke Ausbildung der Längsleiste, die vom Protostyl zum Hypoconus auf dem Grunde des Längstals verläuft. Sie ist bei oligozänen Gattungen stark entwickelt, wie bei den vorliegenden Stücken, unter den eozänen Formen jedoch nur bei wenigen, darunter *Rhinotitan* und *Sivatitanops.* Bei beiden Formen erreicht die Längsleiste den Hypoconus nicht. Der Wulst, der vom Hypoconus zum Hintercingulum zieht kommt erst bei *Brontotherium* vor.

Die unteren Backenzähne sind in ihren Merkmalen so vieldeutig, daß nur in dem durch die Untersuchung der oberen Zähne gesteckten engeren Rahmen Ergebnisse möglich sind.

Sivatitanops cotteri hat als einzige Art der Gattung einen unteren Prämolaren geliefert. Der frische Zahn stimmt mit dem vorliegenden in mehreren Spezialmerkmalen überein: Linguale Rippen der Außenhöcker, Einengung der Gruben und geringe Entwicklung des Cingulums. Die Abweichungen weisen auf einen P_3 hin: Die Außenfurche ist seichter, der Trigonid gegenüber dem Talonid verschmälert; ein Außencingulum fehlt. Auch die geringere Größe wäre damit erklärt.

Rhinotitan ist zwar in der Form der Cingulumrelikte des P_4 ähnlicher, doch fehlen diesem Zahn die lingualen Kanten der Außenhöcker. Die Molaren sind ähnlich, zeigen aber Proportionsunterschiede. Selbst *R. mongoliense* ist kleiner als die meisten Exemplare von *S. rumelicus.*

Brontotherium steht ferner, wie schon die oberen Prämolaren zeigten. Die unteren Backenzähne sind nicht nur größer, sondern das Verhältnis der Molaren zu den Prämolaren hat sich weiter zugunsten der Molaren verschoben. Dabei wird der P_4 breiter, seine Außenfurche tiefer. Bei den Molaren werden die Flanken der Außenfurche steiler und weichen labial weit auseinander, so daß sich dazwischen ein breiter Boden ausdehnt, der labial von einem kräftigen Cingulum begrenzt wird. Der Hypoconulid-Fortsatz des M_3 ist länger und höher.

Brachydiastematherium, die ältere, vermutlich mitteleozäne Form aus Siebenbürgen muß ebenfalls auf mögliche Beziehungen überprüft werden. Die Innenkanten der Außenhöcker am P_4 sind schwächer entwickelt, doch stimmt die Form der Zähne im übrigen gut überein. Auffällig ist das starke, durchgehende Außencingulum der älteren Form, das als frühere Entwicklungsstufe gedeutet wird, da sich bei den unteren Molaren von *S. rumelicus* noch Reste davon finden. Die Größe stimmt gut überein, insbesondere bei P_4 und M_1.

Kieferform und Vordergebiß: Auch die Kieferform ist mehrdeutig, da hier häufig konvergente Entwicklungen auftreten. Hier sollen nur die näher stehenden Formen betrachtet werden.

Von *Sivatitanops* ist kein Unterkiefer erhalten, der die Kieferform zeigen würde. Aus der Anordnung der Alveolen und Wurzelbruchstücke im Oberkiefer von *Sivatitanops birmanicus*

läßt sich jedoch erkennen, daß es sich um eine moderne Form mit ausgesprochen kurzem Vordergebiß, also ohne oder mit kurzem Diastema handelt. Darüber hinaus beschreibt PILGRIM (S. 9) die Caninen von *S. cotteri* und hebt ihre große Ähnlichkeit mit denen von *Brachydiastematherium* hervor, wobei das Auftreten eines kräftigen Außencingulums bei *Brachydiastematherium* als wesentlicher Unterschied betrachtet wird.

Rhinotitan unterscheidet sich vor allem in der längeren Symphyse, dem längeren Diastema und dem weiter vorn liegenden Hinterrand der Symphyse von dem vorliegenden Stück. Damit ist diese Gattung in dieser Hinsicht als primitiver gekennzeichnet.

Brontotherium hat in der Lage des Symphysenhinterrandes etwa das gleiche Entwicklungsstadium erreicht, wie die vorliegende Form, unterscheidet sich aber in zu vielen Merkmalen der Zähne.

Brachydiastematherium entspricht in den wenigen vergleichbaren Merkmalen vollkommen dem vorliegenden Stück. Schon TOULA (S. 8) erwähnt die Übereinstimmung in den Größenrelationen der Prämolaren. Die Lage des Symphysenhinterrandes liegt bei *S. rumelicus* knapp vor dem Hinterrand des P_4. Bei *Brachydiastematherium* ist dieser Teil des Knochens abgebrochen, kann aber nicht wesentlich weiter vorn gelegen haben. Das For. mentale liegt bei *Brachydiastematherium* etwa in der Mitte unter P_3, bei *S. rumelicus* unter dessen Hinterwurzel. (Die Deutung der erhaltenen Zahnwurzeln als P_1–P_3 und des Zahnes als P_4 durch OSBORN 1929, Abb. 463, ist falsch, da weiter vorn noch eine Alveole einer Prämolarenwurzel auftritt und P_1 nie zweiwurzelig ist.)

Ergebnis

Sivatitanops birmanicus und *cotteri* bilden gemeinsam mit *Brachydiastematherium transsylvanicum* einen engen Verwandtschaftskreis, in den sich die Art *rumelicus* zwanglos einfügt. Sie wird wegen der größeren morphologischen Nähe zu *Sivatitanops* gestellt. Damit kann über die Frage, ob es sich bei den europäischen Formen um eine mehrmalige Einwanderung oder um eine zu den asiatischen Formen parallel verlaufende Entwicklung in Europa gehandelt hat, nicht geurteilt werden. Eine ständige gemeinsame Entwicklung einer eurasiatischen Population erscheint zwar aufgrund der bisherigen palaeogeographischen Daten unwahrscheinlich, kann aber als Möglichkeit durch den Fossilbefund nicht ausgeschlossen werden.

Die Faunenbeziehung geht jedenfalls eindeutig nach Südasien. Die einzige mongolische Form, zu der eine gewisse Ähnlichkeit besteht, *Rhinotitan,* könnte zwar *Sivatitanops* nahestehen, doch liegt die Verbindung sicherlich weiter zurück und spielt für den hier betrachteten Zeitraum des Obereozäns keine Rolle mehr.

1.1.2 Palaeotheriidae

Plagiolophus cf. *minor* (CUVIER 1804), Taf. 2, Fig. 1a, b

Völlig überraschend kam der Neufund eines kleinen Palaeotheriiden im Jahre 1976, handelte es sich doch um den ersten Fund aus dieser Familie außerhalb West- und Mitteleuropas.

Das Fragment eines Mandibel-Corpus trägt noch P_2, D_3–M_1 der linken Seite und zeigt keine Besonderheiten, die ihm im Vergleich mit den bisher bekannten Fundkomplexen eine bestimmte Sonderstellung zuweisen würden. Die Größe liegt im unteren Bereich der Variabilität einer Mandibelserie von La Débruge, die mir vorlag. Auch die Stärke der Cingula stimmt mit dieser Fundstelle etwa überein. Das Stück ist also wesentlich größer als die Funde aus dem süddeutschen Mitteloligozän und hat ein stärkeres Cingulum an allen Zähnen.

An Einzelmerkmalen ist am P_2 eine als Leiste hervortretende Protoconid-Hinterkante zu bemerken, die basal sogar eine Andeutung einer Aufspaltung erkennen läßt. Nur bei wenigen Stücken von La Débruge ist das Metastylid so stark wie bei dem bulgarischen Exemplar. Das Hypolophid ist jedoch nicht mit diesem verbunden, sondern es endet zwischen Metaconid und Metastylid.

Das Stück stellt die bisher einzige sichere Faunenbeziehung zu Mittel- und Westeuropa dar.

1.1.3 Amynodontidae

Cadurcodon ardynense (OSBORN 1923)

Mehrere Einzelzähne eines mittelgroßen Amynodonten lassen sich zwanglos auf diese Art beziehen. Allerdings bieten nur der M^2 und der P_4 Merkmale, mit denen das auch positiv belegt werden kann. Bei den übrigen Zähnen, M_2, M_3 re. und M^1 re-Fragment, muß es genügen, daß sie einer solchen Zuordnung nicht widersprechen.

Obere Molaren: Beide Stücke unterscheiden sich von den meisten primitiveren Formen Asiens durch den sehr engen, steilwandigen Medisinus, in den ein spitzes Crochet vorspringt. Die Vorderkante der Außenwand bildet eine eng zusammengepreßte Doppelfalte, wobei das Parastyl in der Ebene der gerade gestreckten Außenwand liegt, der Paraconus scharf nach außen vorspringt. Diese Merkmale entsprechen *Cadurcodon ardynense* und dem kleineren *Sianodon sinense* (ZDARSKY 1930). Die größeren Arten von *Sianodon* könnten die Vorläufer von *Cadurcodon* sein. *Cadurcotherium* aus dem europäischen Oligozän erweist sich durch höhere Zahnkronen und den Verlust der Parastylfurche durch extreme Zusammenpressung von Parastyl und Paraconus als wesentlich moderner. Primitiver sind dagegen *Procadurcodon*, *Lushiamynodon* und *Gigantamynodon* aus dem Eozän Asiens, bei denen Parastyl und Paraconus noch weiter getrennt sind, wobei der Paraconus weniger stark vorspringt. Der Medisinus ist weiter und das Crochet fehlt. Die verschiedenen zu *Metamynodon* und *Paramynodon* gestellten Formen sind ähnlicher, haben aber breitere Molaren und ebenfalls kein Crochet.

Auch der Bau der Innenhöcker und des Innencingulums der vorliegenden Form stimmen mit *Cadurcodon* am besten überein: Das vordere Cingulum zieht steil an der Vorderkante des Protoconus hinauf. Die Hinterkante des Protoconus bildet eine fast flügelartig vorspringende Leiste, die steil zur engen Kerbe des Medisinus absteigt. Dahinter steigt das Cingulum beim M^1 ebenso steil am Hypoconus hinauf, während es beim M^2 bis fast zu dessen Hinterkante auf der Lingualseite entlangläuft.

Untere Molaren: Eine nähere Bestimmung kommt mit diesen Zähnen nicht in Frage. Da von der einzigen bisher bekannten osteuropäischen Form, *Amynodon hungaricus* KRETZOI 1940, laut einer freundlichen mündl. Mitt. durch KRETZOI nicht einmal die Herkunft aus Europa ganz gesichert ist, besteht für einen Vergleich kein Anlaß. In der Reduktion der Außenfurche sind die vorliegenden Zähne so primitiv wie die eozänen Vertreter der Art aus der Shara Murun Formation, während die Furche bei fast allen Stücken der oligozänen Ulan Gochu Formation völlig verschwunden ist.

Unterer Prämolar: Dieser Zahn stammt aus dem Obereozän von Nikolaevo. Trotzdem stimmt er in der Größe so gut mit den Molaren überein, daß es mir nicht gerechtfertigt erscheint, ihn artlich zu trennen, zumal seine Merkmale gut zu *Cadurcodon* passen. Wesentlich ist dabei die Tatsache, daß die Außenfurche fast ganz verschwunden ist und die Protoconidkante schwächer ist als die Hypoconidkante. Das Innencingulum zieht hoch über der Basis gerade über die Innenseite. Diese Merkmale finden sich beim Holotypus von *Cadurcodon ardynense*, aber nicht bei allen zu dieser Art gestellten Stücken. Auch die Größe paßt gut dazu. Allerdings ist die

Form der Außenwand auch schon bei *Sianodon bahoensis* XU 1965 entwickelt, doch ist diese eozäne Form größer. *Paramynodon* aus Burma, dessen Molaren eine gewisse Ähnlichkeit besitzen, hat stärker reduzierte Prämolaren, insbesondere kein Paralophid am P_4, und schwächere Cingula. *Procadurcodon* und *Gigantamynodon* sind erheblich größer, *Gigantamynodon* und *Lushiamynodon* haben noch eine stärkere Außenfurche des P_4.

Ergebnis

Eine artliche Trennung von *Cadurcodon ardynense* (OSBORN 1923) ist nicht zu rechtfertigen. Auch der P_4 paßt, trotz seines obereozänen Alters hierher. Große Ähnlichkeiten dieser Art mit dem etwas größeren obereozänen *Sianodon bahoensis* XU 1965 lassen vermuten, daß sich diese Stammlinie weiter ins Eozän verfolgen läßt, und daß so auch das frühe Auftreten dieser Art in Osteuropa zu erklären ist. Die Faunenbeziehung ist in diesem Fall eindeutig ostasiatisch. Mit „*Amynodon*" *hungaricus* KRETZOI 1940 bestehen keine erkennbaren Beziehungen.

1.1.4 Hyracodontidae

Prohyracodon aff. *meridionale* CHOW & XU 1961, Taf. 1, Fig. 6

Ein kleines Oberkieferfragment aus dem Obereozän von Bobov Dol zeigt die etwas beschädigten P^3 und P^4 und die Vorderaußenecke des M^1 der linken Seite. Alle Zähne zeigen die Struktur primitiver Rhinocerotoidea: Das Parastyl ist bereits in die Außenwand eingeschmolzen, die Prämolaren sind nicht molarisiert; ihr Medisinus öffnet sich nach hinten. Der Metaconus der Prämolaren bildet eine Falte, die fast gleich stark wie die des Paraconus, aber nicht verbreitert ist.

Kleine Rhinocerotoidea dieses primitiven Typs sind sowohl aus Asien als auch Nordamerika beschrieben worden. RADINSKY hat diese Formen einer Revision unterzogen und nur wenige Genera als valid anerkannt. *Hyracodon, Epitriplopus, Triplopides* und *Eggysodon* haben eine stark verflachte Außenwand und kommen damit nicht für einen näheren Vergleich in Frage. Unter den verbleibenden Formen sind viele Arten von *Forstercooperia* erheblich größer, was ihrer Stellung an der Basis der *Indricotheriiden* entspricht, nicht aber *F. minuta*.

Unter den Arten der verbleibenden Gattungen *Triplopus* und *Prohyracodon* gibt es nur wenige Formen, deren Prämolaren so starke Rippen der Außenwand zeigen. Ein weiteres Merkmal, das wichtig erscheint, ist die halbmondförmige Ausbauchung des Metaconulus nach hinten. Während die Rippen der Außenwand offenbar ein Primitivmerkmal sind, ist der halbmondförmige Metaconulus ein frühes Durchgangsstadium der Molarisierung. Beide Merkmale finden sich kombiniert bei *Triplopus rhinocerinus* (WOOD) aus Nordamerika und *Triplopus ? proficiens* (MATTHEW & GRANGER) aus der Mongolei, beide aus dem Obereozän. *Prohyracodon meridionale* CHOW & XU aus dem Obereozän Chinas zeigt etwas flachere Rippen. Der Unterschied beider Gattungen im Oberkiefer, die stärkere Reduktion des M^3 kann am vorliegenden Stück nicht erkannt werden. Die Zuordnung erfolgt einerseits nach der Größe, die *Prohyracodon meridionale* sogar etwas übertrifft, während die *Triplopus*-Arten etwas kleiner sind, andererseits nach der stärkeren Verbreiterung der Lingualseite, insbesondere am P^3, die den eozänen Arten von *Triplopus* fehlt, wobei der Metaloph näher am Hinterrand des verlängerten Protoconus ansetzt. Den Merkmalen des Außencingulums, das schwächer ist als bei *Prohyracodon orientale* und damit *P. meridionale* und manchen *Triplopus*-Arten entspricht, wird keine besondere Bedeutung beigemessen.

Calcaneus und Astragalus: Zwei Knochenfragmente aus dem Obereozän von ,,Tscherno More" lassen keine eindeutige Bestimmung zu. Der Astragalus wirkt rhinocerotoid, da seine Gelenkfläche für das Tarsale 4 nur sehr flach geneigt ist, so daß sie auch gegen die für das Centrale nur durch eine schwache Kante begrenzt ist. Ihr Anteil am Vorderrand des ,,Capitulums" ist sehr schmal, aber breiter als bei Tapiriden und Palaeotheriiden. Die schwache Wölbung der Gelenkfläche für das Centrale und ihre Verbindung mit der Sustentakluar-Facette durch einen unregelmäßigen, überknorpelten Wulst, der nur bei Rhinocerotoidea vorkommt, entsprechen diesem Bild.

Die Sustentakularfacette ist, wie bei allen ursprünglichen Perissodactylen vertikal gestreckt. Die distale Gelenkfläche für den Calcaneus liegt weit lateral, die proximale ist nicht erhalten. Die Trochlea ist relativ schmal, tief eingewölbt und stark schräggestellt. Dementsprechend ist das Collum medial fast ganz unterdrückt, lateral dagegen hoch. Diese Form entspricht noch ganz den Tapiroidea, die aber durch die Form der distalen Gelenkflächen sicher ausgeschlossen werden können.

Die beiden Tuberositäten der Medialseite entsprechen denen der Rhinocerotiden. Die distale ist unspezifisch, während die proximale nach hinten gerichtet ist wie auch bei Hyracodontiden und Amynodontiden. Bei Tapiriden und Palaeotheriiden ist dieser Vorsprung mehr nach der Seite gerichtet.

Vom Calcaneus ist nur der Fortsatz erhalten; er ist lang und lateral komprimiert. Das Tuber erinnert in seiner nach vorn gerichteten Kante und dem davor liegenden Absatz an Rhinocerotoidea und Tapiroidea.

Die beiden zusammengehörigen Stücke werden provisorisch zu *Prohyracodon* gestellt, dem sie in der Größe und der Entwicklungshöhe entsprechen.

1.1.5 Indricotheriidae

Indricotherium transouralicum Pavlova 1922, Taf. 2, Fig. 2

Ein oberer linker P^4 aus der Tongrube von Dragovištiza stimmt in Maßen, Proportionen und Merkmalen vollkommen mit *Indricotherium transouralicum* vom Turgai-Fluß überein. Die angedeutete Teilung des Protoconus, die beim Holotypus erkennbar ist, fehlt dem vorliegenden Stück. Das innere Cingulum ist stärker als bei den abgebildeten Stücken.

Nach der Molluskenfauna soll die Fundstelle unteroligozänes Alter haben. Damit ist es das früheste Vorkommen dieser Gruppe auf der Balkan-Halbinsel, da die von Petronijević und Thenius (1957) beschriebenen Stücke aus Montenegro Oberoligozän oder Untermiozän sein sollen. Daß der Fund älter ist als die großen Wanderungsbewegungen im Unteroligozän, läßt sich nicht belegen.

1.2 Artiodactyla

1.2.1 Anthracotheriidae

Gattung: *Bakalovia* n. gen

Diagnose: Kleine, schwach selenodonte Anthracotheriiden mit kurzer Schnauze. Untere Prämolaren schmal, hoch, unkompliziert mit schwachen Cingula. Untere Molaren mit gut entwickelten Jochkanten. Ein kurzes Diastema zwischen P_1 und C, ein kaum erkennbares zwischen P_1 und P_2.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Prof. Peter BAKALOV, dem Begründer der Palaeontologie in Bulgarien.

Typusart: *B. palaeopontica* (NIKOLOV 1967)

Weitere Arten: *B. sinensis* (ZDANSKY 1930)

Verbreitung: Obereozän von Eurasien

Bakalovia palaeopontica (NIKOLOV 1967)

1967 *Elomeryx palaeoponticus* sp. n. – NIKOLOV, S. 207 ff., Taf. 17, Taf. 18, Fig. 1.

Diagnose (Neufassung): Typusart der Gattung *Bakalovia* mit schwachem Diastema vor P_2. Untere Prämolaren fast nur mit hinterem Cingulum und ohne linguale Höcker. Talonidgrube und Vordercingulum nur bei P_4 entwickelt. Molaren mit relativ weit nach lingual vordringenden Außenbuchten. Hypoconulid-Anhang des M_3 kurz, gedrungen.

Diskussion: Eine Beschreibung wurde von NIKOLOV 1967 gegeben. Er stellte die Art zu der amerikanischen Gattung *Elomeryx,* wie dies für die kleinen, niederkronigen Bothriodontinae Europas üblich geworden ist. Es kann jedoch kein Zweifel bestehen, daß unter den so bezeichneten Formen heterogenes vereinigt wurde. Zweifellos in enge Verwandtschaft zu *Elomeryx armatus* (MARSH) sind die europäischen Arten *borbonicus, minor* und möglicherweise auch *woodi* und *porcinus* zu stellen, die also bei der Gattung *Elomeryx* belassen werden können. Getrennt bleiben muß davon *Bunobrachyodus cluai* (DEPERET) und sein Verwandtschaftskreis, der sich durch niedrige, langgestreckte Prämolaren im Unterkiefer unterscheidet. Getrennt bleiben muß wahrscheinlich auch die Masse der kleinen Anthracotheriden aus dem Fayum, für die der Name *Bothryogenys* SCHMIDT verfügbar ist.

Die vorliegende Form unterscheidet sich von diesem ganzen Formenkreis durch extrem vereinfachte untere Prämolaren.

Außerdem ist die Schnauze wesentlich kürzer, ohne daß der untere Canin vergrößert wäre wie bei der kurzschnauzigen Gattung *Heptacodon* aus Nordamerika. Mit diesen Merkmalen steht sie allein der aus China bekannten Art „*Anthracokeryx*" *sinensis* (ZDANSKY 1930) nahe, die von XU (1962) aufgrund des primitiven Baues des Mesostyls an den oberen Molaren zu *Antrhacokeryx* gestellt wurde. Die Kieferform von *Anthracokeryx,* die von COLBERT (1938) bekannt gemacht wurde, verbietet jedoch eine solche Zuordnung: Bei *Anthracokeryx* ist die Schnauze verlängert, der untere Canin vergrößert (ein seltenes Merkmal). Will man nicht *Anthracokeryx* als Sammelgattung für die verschiedensten divergenten Zweige primitiver, kleiner Anthracotheriiden verstehen, so müssen die Formen mit ganz *(sinensis)* oder fast *(palaeopontica)* geschlossener Prämolarenreihe als Vertreter einer eigenen Entwicklungsrichtung abgetrennt werden, was hiermit durch die Aufstellung der Gattung *Bakalovia* n. gen. geschieht.

Die Form des unteren Eckzahns könnte auch durch Geschlechtsdimorphismus erklärt werden. Dieser tritt aber nur bei Formen mit vergrößertem Canin deutlicher in Erscheinung, wobei die Vergrößerung beide Geschlechter unterschiedlich betrifft. Ein incisivisierter Canin bietet dagegen meist keine größeren Geschlechtsunterschiede.

Gegenüber *B. sinensis* sind die Unterschiede nicht sehr bedeutend. *B. palaeopontica* ist etwas größer. Die Außenbucht der unteren Molaren dringt etwas weiter nach lingual vor. Die Prämolaren sind noch stärker vereinfacht, indem dem P_4 sogar ein innerer Cingulumhöcker fehlt und bei P_1–P_3 kein Vordercingulum mehr entwickelt ist. Alle diese Merkmale können als Weiterentwicklung der Eigenarten von *B. sinensis* aufgefaßt werden.

Deshalb wurde die nur von *B. sinensis* bekannte Struktur der oberen Molaren nicht in die Gattungsdiagnose aufgenommen, da möglicherweise hier eine Weiterentwicklung der Selenodontie stattgefunden hat.

Elomeryx asticus NIKOLOV 1967, Taf. 2, Fig. 6–7

v1967 *Elomeryx asticus* sp. n. – NIKOLOV, S. 210 ff., Taf. 18, Fig. 2.3

Diagnose siehe NIKOLOV 1967, S. 210

Vergleiche: Die vier vorliegenden unteren Molaren, die das Typus-Exemplar repräsentieren, stammen aus derselben Lokalität wie *Bakalovia palaeopontica.* Sie unterscheiden sich von dieser Art in der wesentlich weiter fortgeschrittenen Selenodontie und in der Größe. Der selenodonte Höckerbau entspricht, ebenso wie die Form des Hypoconulids der M_3 ganz der Gattung *Elomeryx.* Mehrere Merkmalskomplexe verhalten sich aber primitiver als bei der Typusart *E. armatus* aus Nordamerika, aber auch als bei den europäischen Arten.

Elomeryx armatus ist wesentlich größer als *E. asticus* und unterscheidet sich von allen Arten der Gattung durch ein zweispitziges Hypoconulid des M_3, dessen Gratverbindung zum Hypolophid bis auf die Hinterkante des Endoconids nach lingual verschoben ist. Dafür stimmt die Typusart mit *E. asticus* in der Konfiguration der vorderen Jochverbindung zwischen Hypoconid und Endoconid überein. Diese Verbindung verläuft ursprünglich, und damit auch bei *E. armatus* und *E. asticus* direkt von Höckerspitze zu Höckerspitze in einem leicht nach vorn konvexen Bogen, der in der Mitte tief eingekerbt ist. Bei allen europäischen Formen der Gattung ist hier eine Weiterentwicklung eingetreten: Wie bei *Bothriodon* verbindet sich der Vorderarm des Endoconids nicht mehr mit dem Hypoconid, sondern verläuft schräg nach vorn um dort den schrägen Verbindungsgrat zwischen Hypoconid und Trigonid zu treffen. Lediglich bei *E. porcinus,* der ursprünglichsten Form aus den Hampstead-Beds finden sich noch Übergangsformen innerhalb der Variabilität. Auch in der Weite der Hypoconulid-Schleife steht *E. asticus* der Art *porcinus* noch näher, so daß sich in der zunehmenden Enge der Schleife durch die Verlagerung des labialen Grates nach lingual, von *asticus* über *porcinus* zu *borbonicus* eine kontinuierliche Reihe sehen ließe. In der Größe entspricht *asticus* aber dem weiter fortgeschrittenen *E. borbonicus.*

Ähnlich wie bei *B. palaeopontica* bleibt bei *E. asticus* der Vorderarm des Protoconids ohne Verbindung zum Vordercingulum, was also wohl der ursprünglichen Konfiguration entspricht. Bei fast allen *Elomeryx*-Arten kommt diese Verbindung zustande, wobei sich oft ein lingualer Vorderpfeiler bildet. Bei *E. borbonicus* ist darüber hinaus die Metaconid-Vorderkante verschwunden, so daß wie bei *Bothriodon* die Protoconidvorderkante allein mit dem Vordercingulum verbunden ist. Wenn man nicht eine Verkleinerung mancher Linien annehmen möchte, kommt *E. asticus* nur mehr für die mittelgroßen und großen *Elomeryx*-Arten als Vorläufer in Frage. *E. porcinus* ist bereits zu klein. Für die gleichgroßen aber moderneren Arten *E. woodi* und *E. borbonicus,* die untereinander stark divergente Merkmale in der Prämolarenreihe zeigen, könnte die Art als Vorläufer gelten.

Das Auftreten zweier, systematisch und phylogenetisch deutlich getrennter Antracotheriiden in dieser Eozänfauna belegt, daß diese wasserliebenden Tiere offenbar besonders früh einwandern konnten.

1.2.2 Entelodontidae

Paraentelodon sp.

Ein isolierter M_3 aus dem Unteroligozän von Dobrinište wurde von NIKOLOV (1969) als *P. intermedium* GABUNIA beschrieben. An der Zugehörigkeit zu dieser Gattung kann kein Zweifel bestehen, da nur diese einen so stark reduzierten M_3 besitzt. In der Größe bestehen jedoch Unterschiede zur Art *P. intermedium* GABUNIA. Wieweit die geringere Stärke des Cingulums und die noch stärkere Reduktion des hinteren Höckers beim vorliegenden Stück ein Ergebnis der Variabilität sind, kann vorläufig nicht beurteilt werden.

Eine andere Gattung, *Ergilobia* TROFIMOV 1958, mit der Typusart *E. gobiensis* (TROFIMOV 1952) besitzt einen reduzierten M^3 im Oberkiefer, dem vermutlich ein reduzierter M_3 entsprechen würde, doch ist dieser noch nicht bekannt. Diese etwas kleinere Form paßt in Proportionen und Cingulumstärke des unteren M_2 gut zum vorliegenden Stück. Eine weitere Form mit reduziertem M^3, allerdings von deutlich größerem Wuchs ist „*Entelodon*" *dirus* MATTHEW & GRANGER 1923 von Iren Dabasu. Ob es sich bei diesen verschiedenen Funden um eine zusammengehörige Gruppe handelt, oder ob die Verkürzung des M3 in mehreren Linien erreicht wurde, kann mit den wenigen bekannten Resten nicht geklärt werden. Solange nicht bekannt ist, in welcher Weise der untere M_3 bei diesen beiden Formen reduziert wird, bleibt für das vorliegende Stück nur eine Bestimmung als *Paraentelodon.* Eine nähere Beziehung zu der europäischen Gattung *Entelodon* scheidet damit aus, da bei dieser der M3 nicht verkürzt wird und keine morphologischen Elemente im hinteren Bereich der Krone verliert.

2. Palaeogeographie und Stratigraphie

2.1 Die Beziehungen der einzelnen Formen

Fast alle Arten aus dem Obereozän und Unteroligozän Bulgariens haben ihre nächsten Verwandten in Asien, und zwar vorwiegend in Ostasien, wo die bisher am besten bekannten Faunen gefunden wurden, teilweise aber auch in Südasien und in Kasachstan. Für manche kann eine endemische Entwicklung seit dem Mitteleozän nicht ausgeschlossen werden.

Ältere Verwandte in Europa hat nur *Plagiolophus* cf. *minor,* ein Angehöriger der Palaeotheriidae, die bisher als endemische Formen Westeuropas galten, bis FRANZEN (1968) eine Einwanderung in mehreren Schüben nachwies, deren Ursprung bis heute unbekannt ist. Es bleibt daher offen, ob diese Art aus West-/Mitteleuropa oder aus einem noch nicht durch Fossilfunde belegten Entwicklungszentrum im Umkreis der damaligen Balkan-Insel eingewandert ist.

Unter den übrigen sicher schon im Eozän in Bulgarien vorkommenden Faunenelementen haben *Sivatitanops rumelicus* und *Prohyracodon* aff. *meridionale* Verwandte im angeblichen Mitteleozän Siebenbürgens, so daß eine Entwicklung am Ort seit dem Mitteleozän denkbar wäre. Sie stimmen aber noch besser mit obereozänen Arten Asiens überein, so daß eine mehrfache Einwanderung der gleichen Verwandtschaftskreise oder eine länger dauernde Faunenbeziehung zu Ostasien und Südasien in Betracht gezogen werden muß.

Eine Einwanderung im Obereozän muß auf jeden Fall für die kleinen Anthracotheriiden und für *Cadurcodon* angenommen werden, da in diesen Familien die entsprechende Entwicklungshöhe früher noch nicht erreicht war. *Elomeryx asticus* stellt überhaupt einen auffallend hoch entwickelten Zweig der Anthracotheriiden dar.

Paraentelodon und *Indricotherium* sind dagegen sicher erst seit dem Unteroligozän bekannt. Während die genaueren Beziehungen von *Paraentelodon* noch nicht gesichert sind, ist *Indricotherium* eindeutig durch die Art *I. transouralicum* vertreten, deren Vorkommen in Asien als Mitteloligozän eingestuft wird. Die nächsten Verwandten dieser Formen finden sich nicht in Ost- und Südasien, sondern weiter westlich, in Kasachstan und Georgien. Auch dies ist sicher nur ein Ergebnis der bisherigen Kenntnisse und Fossilfunde.

2.2 Stratigraphie

Einen Fixpunkt in der stratigraphischen Einstufung der Funde bildet die Braunkohlengrube von „Tscherno More", die im Liegenden einer marinen Transgression des höchsten Ober-

eozäns liegt. Die Pollenflora dieses Vorkommens erlaubt eine Korrelation auch der Fundstellen Bobov Dol *(Prohyracodon)* und Nikolaevo *(Cadurcodon).* Von den obereozänen Arten gehen mindestens zwei, *Sivatitanops rumelicus* und *Cadurcodon ardynense* ins Unteroligozän weiter, sofern die Einstufung der Fundstelle Kameno nach Mollusken genau genug ist.

Während *Sivatitanops* und *Prohyracodon* den bisherigen Vorstellungen über die Entwicklungshöhe im Obereozän gut entsprechen, sind *Cadurcodon* und die kleinen Anthracotheriiden im Verhältnis hoch entwickelt, was einer Einstufung der Funde in die obersten Teile des Obereozäns stützt.

Eine genauere Einstufung der Einzelfunde aus dem Oligozän ist leider noch nicht möglich.

2.3 Die palaeogeographische Situation der Balkan-Insel im Obereozän und Unteroligozän

Die palaeogeographischen Karten in Pomerol (1973) zeigen für die Zeit der obereozänen Transgression im Bereich von Burgas für diesen Bereich ebenso marine Verhältnisse wie für das Mitteleozän, das in diesem Bereich völlig fehlt. Genauer sind die Karten von Biju-Duval, Dercourt & Le Pichon (1976), die allerdings nur für Mitteleozän und Mitteloligozän ausgearbeitet wurden. Sie zeigen aber sehr deutlich einen engen Zusammenhang der südlich des Balkangebirges gelegenen kleinen Landmassen mit dem großen Anatolischen Block und zugleich mit den Landgebieten im Bereich der Dinariden und Helleniden. Dieser Bereich ist es, der dann im Oligozän mit dem Alpenbogen und damit mit Westeuropa verbunden wird.

Der asiatische Fauneneinfluß seit dem Mitteleozän (Siebenbürgen) in den Faunen der Balkan-Insel erklärt sich also sehr leicht, wobei es nicht notwendig ist, daß die Wanderwege immer und uneingeschränkt offen standen. Es muß als sicher gelten, obwohl die Auswahl der bisher gefundenen Faunenelemente eher zufällig zu sein scheint, daß viele Elemente der reichhaltigen asiatischen Fauna in den ökologischen Filtern der Landverbindungen hängenblieben, so daß nur eine relativ arme Fauna bis nach Osteuropa vordrang. Möglicherweise war auch nie eine ganz durchgängige Landverbindung vorhanden, sondern die Wanderung erfolgte über eine Reihe von Hindernissen hinweg.

Das Auftreten eines westlichen Elements, *Plagiolophus,* das zweifellos ein marines Hindernis zu überwinden hatte, bestätigt diese Vorstellung, denn es ist unwahrscheinlich, daß eine solche Einwanderung in eine Insel mit voll besetzten Biotopen erfolgreich ist. Nur solange die Besiedelung einer Insel noch unbesetzte Nischen aufweist, können weitere Einwanderungen Fuß fassen.

Die Herkunft der eozänen Wanderungswellen in Westeuropa kann durch die Eozänfauna Bulgariens nur negativ lokalisiert werden: Weder die Einwanderung der Palaeotheriiden noch die der Anoplotheriiden stammt von der Balkan-Insel. Dort lebte im Mittel- und Obereozän eine arme Huftierfauna von vorwiegend asiatischem Gepräge, deren Elemente nicht, oder vereinzelt erst im Oligozän nach Westeuropa vordrangen. Die Herkunft der genannten Gruppen muß also nördlich oder südlich des Orogengürtels, auf der russischen Tafel oder in Nordafrika gesucht werden. Regressionen, die aus diesen Bereichen Landbrücken nach Europa öffnen konnten, sind bisher im Bereich der polnischen Senke bekannt, nicht aber zwischen Afrika und Europa.

Nur ein geringer Teil der Einwanderer der ,,Grande Coupure" des Unteroligozäns konnte bisher in Südosteuropa nachgewiesen werden, wie z. B. *Elomeryx* und die Amynodontiden. Alle anderen Formen belegen primitivere Seitenlinien von Gruppen, die dann mit modernen Formen in Europa auftauchen wie *Prominatherium dalmatinum* in Jugoslawien, *Bakalovia palaeopontica* in Bulgarien, oder sie haben Westeuropa nie erreicht wie die Indricotheriiden und

Brontotheriiden. *Prohyracodon* hat möglicherweise Beziehungen zu der oligozänen Gattung *Eggysodon.* Ob diese aber an balkanische oder asiatische Formen angeknüpft werden müssen, kann nicht entschieden werden.

Die ,,Grande Coupure" bringt im wesentlichen Formen nach Westeuropa, die vorher auch in Südosteuropa nicht vorhanden waren. Da sich unter den Neueinwanderern auch ein später Paläotheriide, *Pseudopalaeotherium* FRANZEN 1972 befindet, muß auch das Herkunftsgebiet dieser Gruppe wieder in den Faunenaustausch einbezogen worden sein. Für den Weg, den diese Gruppen genommen haben, gibt es deshalb keine sicheren Hinweise, weil die damaligen Wanderungen eine holarktische Faunenvereinheitlichung mit sich brachten, die sogar bis Afrika ausstrahlte. Wahrscheinlich führten mehrere Wege zu Einwanderungen in die westeuropäische Insel, die aber durch eine weltweite Regression nahezu gleichzeitig geöffnet wurden und damit nicht zu trennen sind.

Die ungleiche Verteilung der verschiedenen Gruppen innerhalb von Mittel- und Westeuropa erlaubt dennoch einige Aussagen. Formen, die nur bis Oberitalien (Monteviale) vordringen konnten, vermutlich weil sie primitiver waren, sprechen ebenso für eine Einwanderung von Osten, wie manche Gruppen, die sich nur östlich des Rheines finden, die an dieser schmalen marinen Barriere gescheitert sind. Ungeklärt ist nach wie vor das Auftreten von *Cadurcotherium* ausschließlich westlich des Rheines. Es kann durch eine Einwanderung über Südeuropa ebenso erklärt werden wie durch eine transatlantische Brücke, die dann aber über Island und nicht über Spitzbergen anzunehmen wäre.

Schriftenverzeichnis

BAKALOV, P. & NIKOLOV, Iv. (1962): Les fossiles de Bulgarie (bulg., res. franz.), **10**, Mammifères tertiaires: 1–162, Taf. 1–82, 26 Tab.; Sofia.

BIJU-DUVAL, B., DERCOURT, J. & LE PICHON, X. (1976): From the Tethys Ocean to the Mediterranean seas: A plate tectonic model of the evolution of the western Alpine system. – Symp. Struct. Hist. Medit. Bas. Split: 143–164, 4 Abb., 9 Kart.; Paris.

BORISSIAK, A. (1915): Ob Indricotherii (*Indricotherium* n. gen.). – Geol. Vestnik, **1** (3): 131–134, 2 Abb.; Petersburg.

BORISSIAK, A. (1923): Sur un nouveau représentant des Rhinocéros gigantesques de l'Oligocène d'Asie, *Indricotherium asiaticum* n. g., n. sp.. – Mém. S.G.F., **25** (3): 1–16, 2 Abb., 3 Taf.; Paris.

CHOW, M. (1958): *Eoentelodon* – a new primitive Entelodont from the Eocene of Lunan, Yunnan. – Vert. Palas., **2**, (1): 30–36, 1 Abb., 1 Tab., 1 Taf.; Peking.

CHOW, M. (1958): Some Oligocene Mammals from Lunan, Yunnan. – Vert. Palas., **2**, (4): 263–267, 2 Taf.; Peking.

CHOW, M., CHANG, Y.-P. & TING, S.-Y. (1974): Some early Tertiary Perissodactyla from Lunan Basin, E. Yunnan. – Vert. Palas., **12**, (4): 262–273, 1 Abb., 3 Taf.; Peking.

CHOW, M. & XU, Y.-X. (1965): Amynodonts from the Upper Eocene of Honan and Shansi. – Vert. Paas., **9** (2): 190–203, 3 Abb., 4 Taf.; Peking.

COLBERT, E. H. (1938): Fossil Mammals from Burma in The American Museum of Natural History. – Bull. Am. Mus. N. H., **74**, (6): 255–436, 64 Abb.; New York.

DEPERET, Ch. (1906): Les Vertébrés de l'Oligocène inférieur de Tarrega (Prov. Lérida). – Mem. Re. Ac. Sci. Art. Barcelona, **5**: 427–451, 7 Abb., taf. 1–4; Barcelona.

DEPERET, Ch. (1908): L'histoire géologique et la phylogénie des Anthracotheridés. – Compt. rend. sé. Ac. Sci., **156**: 158–162; Paris.

FORSTER-COOPER, C. (1925): Notes on the species of *Ancondon* from the Hempstead beds. – Ann. Mag. Nat. Hist., 9. Ser. **16**: 113–138, 16 Abb., Taf. 3–5; London.

FORSTER-COOPER, C. (1926): *Brachyodus woodi*, a new species from the Hempstead beds. – Ann. Mag. Nat. Hist., 9 Ser. **17**: 337–342, 2 Abb., Taf. 14–15; London.

FRANZEN, J. L. (1968): Revision der Gattung *Palaeotherium* CUVIER 1804: 1–181, 20 Abb., 15 Tab., 35 Taf.; Diss. Freiburg.

FRANZEN, J. L. (1972): *Pseudopalaeotherium longirostratum* n. g., n. sp. (Perissodactyla, Mammalia) aus dem unterstampischen Kalkmergel von Ronzon (Frankreich). – Senck. Leth., **53**(5): 315–331, 8 Abb., 2 Tab.; Frankfurt.

GABUNIJA, L. K. (1964): Benarskaja Fauna Oligozenovich posvonotschnich: 1–265, 94 Abb., 12 Taf.; Tbilisi (Akad. Nauk Grus. SSSR).

GEAIS, G. (1934): Le *Brachyodus borbonicus* des Argiles de St.-Henri. – Trav. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon, **25**: 1–54, 8 Abb., 4 Taf.; Lyon.

GRANGER, W. & GREGORY, W. K. (1943): A revision of the Mongolian Titanotheres. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **80**(10): 349–389, 11 Abb., 16 Taf.; New York.

GROMOVA, V. (1954): Bolotnie Nosorogi (Amynodontidae) Mongolii. – Trudy Pal. Inst. Ak. Nauk SSSR, **55**: 85–188, 28 Abb., 38 Tab., 10 Taf.; Moskau.

GROMOVA, V. (1958): Nouvelles trouvailles des Amynodontidés en Mongolie. – Vert. Palas., **2**, (2–3): 110–116, 2 Abb.; Peking.

GROMOVA, V. (1959): Gigantskije Nosorogi. – Trudy Pal. Inst. Ak. Nauk SSSR, **71**: 1–164, 25 Abb. 21 Taf.; Moskau.

GROMOVA, V. (1960): Pervaja nachodka v Sovjetskom Sojuse Aminodonta (Novi rod *Procadurcodon*). – Trudy pal. Inst. Ak. Nauk SSSR, *77*: 128–151, 9 Abb., 4 Taf.; Moskau.

HEISSIG, K. (1979): Die hypothetische Rolle Südosteuropas bei den Säugetierwanderungen im Eozän und Oligozän. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1979**, 2: 83–96, 5 Abb.; Stuttgart.

HÜNERMANN, K. A. (1967): Der Schädel von *Microbunodon minus* (CUVIER) (Artiodactyla, Anthracotheriidae) aus dem Chatt (Oligozän). – Ecolog. geol. Helv., **60**, (2): 661–688, 11 Abb.; Basel.

KOCH, A. (1897): *Prohyracodon orientalis,* ein neues Ursäugethier aus den mitteleocänen Schichten Siebenbürgens. – Termesz. Füz., **20**: 481–500, Taf. 12–13; Budapest.

KRETZOI, M. (1942): Ausländische Säugetierfossilien der ungarischen Museen. – Földt. Közl, **72**: 139–148, 3 Abb.; Budapest.

MACDONALD, J. R. (1956): The North American Anthracotheres. – Journ. Paleont., **30**, (3): 615–645, 16 Abb.; Tulsa.

MATTHEW, W. D. & GRANGER, W. (1923): The fauna of the Houldjin Gravels. – Am. Mus. Novit., **97**: 1–6, 6 Abb.; New York.

NIKOLOV, I. (1967): Neue obereozäne Arten der Gattung Elomeryx. – N. Jb. Geol. Palaeont. Abh., **128** (2): 205–214, 2 Abb., 1 Tab., Taf. 17–18; Stuttgart.

NIKOLOV, I. & VELIČKOV, V. (1968): Über die Anwesenheit der Gattung *Paraentelodon* im Tertiärbecken von Razlog (Bulgar. mit russ. u. dt. Zusammenfassg.). – Izvestia na geologič. Inst. Ser. Paleont., **18**: 111–115, 1 Abb.; Sofia.

OSBORN, H. F., (1924): *Cadurcotherium ardynense,* Oligocene, Mongolia. – Am. Mus. Novit., **147**: 1–4, 3 Abb.; New York.

OSBORN, H. F. (1929): The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. – Monogr. II, S. Geol. Surv., **55**, Bd. 1., 1–701, Abb. 1–639, Taf. 1–42, Bd. 2, 702–953, Abb. 640–797, Taf. 43–236; Washington.

OSBORN, H. F. (1936): *Amynodon mongoliensis* from the Upper Eocene of Mongolia. – Am. Mus. Novit., **859**: 1–9, 6 Abb.; New York.

PETRONIJEVIĆ, Ž. & THENIUS, E. (1957): Über den ersten Nachweis von Indricotherien (= Baluchitherien; Rhinocerotidae, Mammalia) im Tertiär von Europa. – Anz. Math. nat. Kl. Öst. Ak. Wiss., **1957**, 9: 153–155; Wien.

PIAZ, G. DAL (1931): *Anthracochoerus* n. g. – Mem. Ist. geol. Univ. Padova, **9**: 1–36, 2 Abb., 5 Taf.; Padova.

PILGRIM, G. E. (1925): The Perissodactyla of the Eocene of Burma. – Pal. Indica, N. S. **8**, (3): 1–28, Taf. 1–2; Calcutta.

PILGRIM, G. E. (1928): The Artiodactyla of the Eocene of Burma. – Pal. Indica, N. S. **13**: 1–39, 4 Taf.; Calcutta.

PILGRIM, G. E. & COTTER, G. P. (1916): Some newly discovered Eocene Mammals from Burma. – Rec. Geol. Surv. Ind., **47**: 42–77, 6 Taf.; Calcutta.

RADINSKY, L. B. (1967): A Review of the Rhinocerotoid family Hyracodontidae. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **136**, 1: 1–46, 25 Abb., 6 Tab., 1 Taf.; New York.

Roman, F. & Joleaud, L. (1908): Le *Cadurcotherium* de l'Isle sur Sorgues (Vaucluse). – Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, **10**: 1–48, 8 Abb., 3 Taf.; Lyon.

Schaub, S. (1948): *Elomeryx minor* (Deperet), ein Bothriodontine aus dem schweizerischen Aquitanien. – Eclog. geol. Helv., **41**, (2): 340–347, 3 Abb., Taf. 13; Basel.

Schmidt, M. (1913): Über Paarhufer der fluviomarinen Schichten des Fajum. – Geol. Pal. Abh., N. F. **11**, (3): 155–263, 22 Abb., 9 Taf.; Jena.

Scott, W. B. (1940): The Mammalian Fauna of the White River Oligocene IV. Artiodactyla. – Trans. Am. Phil. Soc., N. S. **28**, (4): 363–746, 136 Abb., Taf. 36–78; Philadelphia.

Scott, W. B. (1941): The Mammalian fauna of the White River Oligocene V., Perissodactyla. – Trans. Am. Phil. Soc., N. S. **28**, (5): 747–974, Abb. 137–157, Taf. 79–100; Philadelphia.

Toula, F. (1892): Zwei neue Säugethierfundorte auf der Balkanhalbinsel. – Sitzber. k. Ak. Wiss. Math. nat. Cl., Abth. 1., **101**: 608–615, 1 Taf.; Wien.

Trofimov, P. A. (1952): Novie Entelodontidi is Mongolii i Kasachstana. – Trudy Pal. Inst. Ak. Nauk. SSSR, **41**: 144–154, 11 Abb.; Moskau.

Wood, H. E. (1927): Some early Tertiary Rhinoceroses and Hyracodonts. – Bull. Am. Pal., **13**, (50): 1–105, 6 Tab., 7 Taf.; Ithaca.

Wood, H. E. (1963): A primitive Rhinoceros from the Late Eocene of Mongolia. – Am. Mus. Novit., **2146**: 1–11, 2 Abb.; New York.

Xu, Y.-X. (1961): Some Oligocene Mammals from Chuching, Yunnan. – Vert. Palas., **5** (4): 315–325, 3 Abb., 2 Taf.; Peking.

Xu, Y.-X. (1962): Some new Anthracotheres from Shansi and Yunnan. – Vert. Palas., **6**, (3): 232–245, 2 Abb., 2 Taf.; Peking.

Xu, Y.-X. (1965): A new genus of Amynodont from the Eocene of Lantian, Shensi. – Vert. Palas., **9**, (1): 83–86, 2 Taf.; Peking.

Xu, Y.-X. (1966): Amynodonts of Inner Mongolia. – Vert. Palas., **10**, (2): 123–190, 15 Taf.; Peking.

Yovchev, Y., Sm. (1960): Nutzbare Mineralien in der Volksrepublik Bulgarien; Kohlen und bituminöse Schiefer: 1–168, 1 Kte.; Sofia (Technika) – (bulgar., engl. u. russ. Zusammenfassg.).

Zdansky, O. (1930): Die alttertiären Säugetiere Chinas. – Pal. Sinica, C. **6**, (2): 1–87, 7 Abb., 5 Taf.; Peking.

Tafelerläuterungen

Alle hier abgebildeten Stücke befinden sich im Nationalen Naturhistorischen Museum in Sofia.

Tafel 1

Fig. 1–5: *Sivatitanops? rumelicus* (TOULA)
1: P^4 re. von Tscherno More, okklusal
2: P^4 re. von Tscherno More, a okklusal, b labial
3: M_2 li. von Kameno (Kajali), okklusal
4: M-Fragment von Tscherno More, okklusal
5: $P_{3/4}$ li. Tscherno More, a lingual, b okklusal

Fig. 6: *Prohyracodon* aff. *meridionale* CHOW & XU, OK mit P^3–M^1-Fragmenten li., von Bobov Dol, okklusal

Alle Fig. in natürl. Größe.

Tafel 2

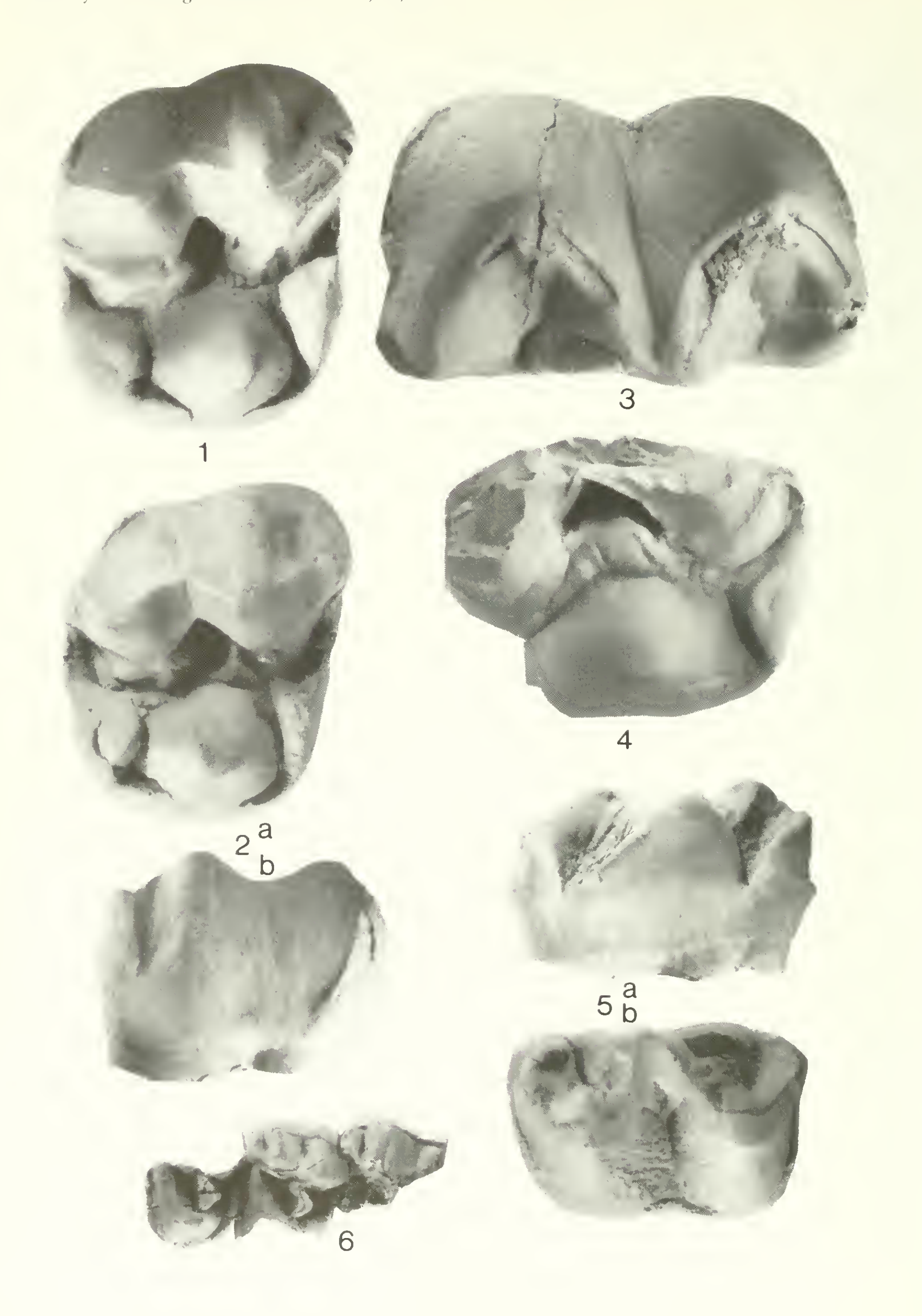
Fig. 1: *Plagiolophus* cf. *minor* (CUVIER), UK P_2, D_3–M_1 li. von Tscherno More, a okklusal × 2, b lingual, nat. Größe

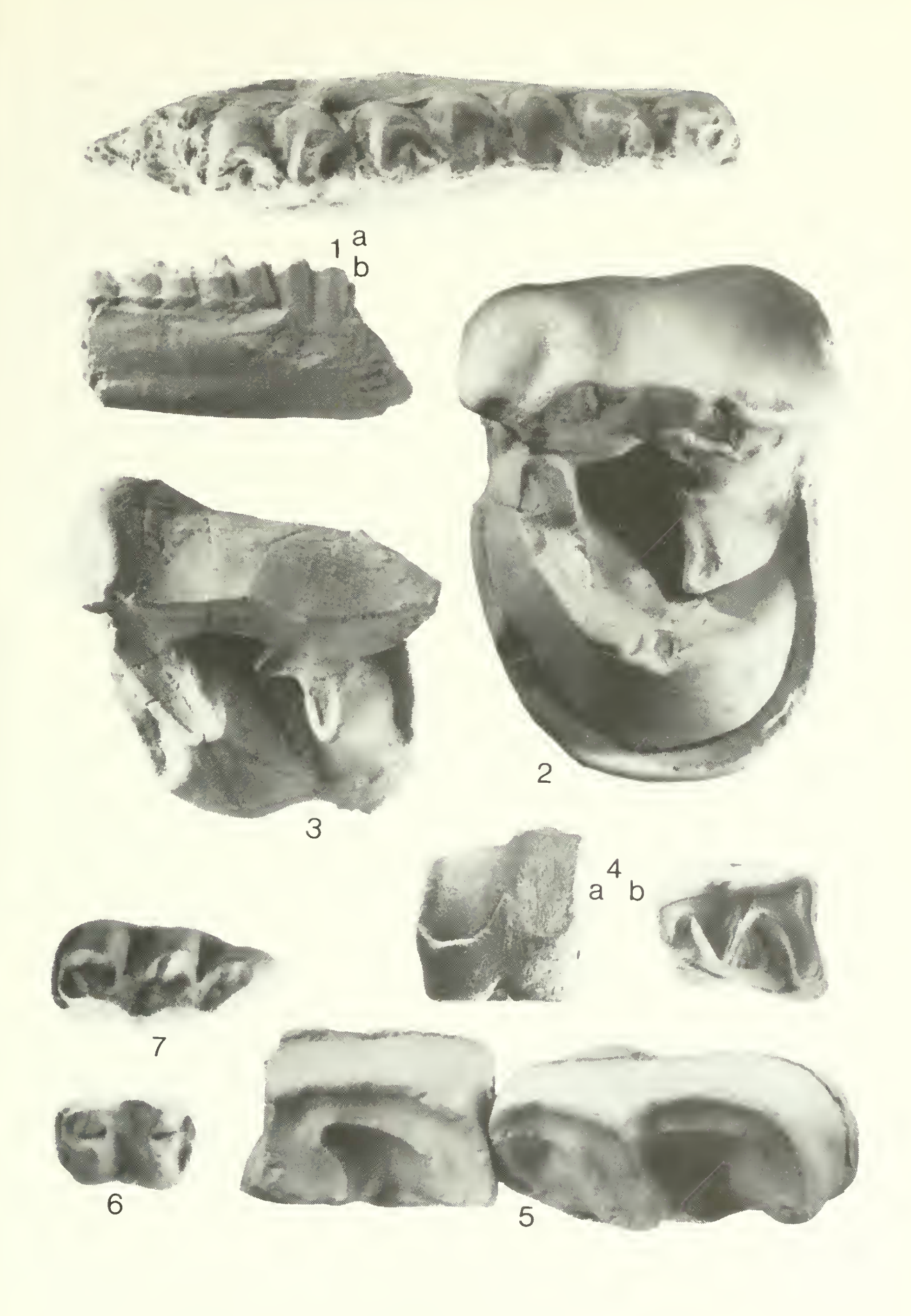
Fig. 2: *Indricotherium transouralicum* PAVLOVA, P^4 li von Dragovištiza, okklusal

Fig. 3–5: *Cadurcodon ardynense* (OSBORN)
3: M^2 li. von Kameno (Kajali), okklusal
4: P_4 re. von Nikolaevo, a labial, b okklusal
5: M_2–M_3 re. von Kameno (Kajali), okklusal

Fig. 6–7: *Elomeryx asticus* NIKOLOV von Tscherno More
6: M_3 re., okklusal
7: M_2 li., okklusal

Alle Fig. außer Fig. 1 a in natürl. Größe.


1
2 a
b
3
4
5 a
b
6


1 a
b
2
3
4
a b
7
6
5